# Die Bedeutung der Epidermis für licht- und temperaturinduzierte Phasenverschiebungen circadianer Laubblattbewegungen

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Günter Junker

aus Ulm/Donau

1974

74-462

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546514_0074

# Die Bedeutung der Epidermis für licht- und temperaturinduzierte Phasenverschiebungen circadianer Laubblattbewegungen

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

dem Fachbereich Biologie
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
Günter Junker
aus Ulm/Donau

1974

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 29.7.1974
Dekan: Prof. Dr. D. Sperlich
1. Berichterstatter: Prof. Dr. B. Schwemmle
2. Berichterstatter: Prof. Dr. E. Bünning

FOTODRUCK PRÄZIS Barbara v. Spangenberg KG · Tübingen

Herrn Dr. W. Mayer möchte ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für Hilfen und Diskussionen bei der Durchführung meinen besonderen Dank aussprechen.
Ebenfalls bin ich Frl. Dr. I. Moser für Ratschläge bei Fragen zur Auswertung und Darstellung dankbar.

INHALTSVERZEICHNIS


| | | |
|---|---|---|
| 1. | E i n l e i t u n g | Seite 1 |
| 2. | M a t e r i a l u n d M e t h o d e | 2 |
| 2.1. | Versuchspflanzen | 2 |
| 2.2. | Anzucht | 2 |
| 2.3. | Versuchsbedingungen | 2 |
| 2.4. | Registrierung | 3 |
| 2.5. | Auswertung | 3 |
| 3. | E r g e b n i s s e | 4 |
| 3.1. | Vorversuche | 4 |
| 3.2. | Lichtinduzierte Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum, Lycopersicon esculentum und der Chimäre Solanum koelreuterianum | 7 |
| 3.3. | Temperaturinduzierte Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum, Lycopersicon esculentum und der Chimäre Solanum koelreuterianum | 11 |
| 4. | D i s k u s s i o n | 12 |
| 5. | Z u s a m m e n f a s s u n g | 16 |
| 6. | T a b e l l a r i s c h e r A n h a n g | 18 |
| 7. | L i t e r a t u r v e r z e i c h n i s | 25 |

## 1. Einleitung

Eine grundlegende Eigenschaft circadianer Rhythmen ist die durch Licht- und Temperaturpulse verursachte Phasenverschiebung in Abhängigkeit von der durch den Reiz getroffenen Phase. In allen daraufhin untersuchten Organismen kommt es durch die Pulse zu einer vorübergehenden Periodenverlängerung oder Periodenverkürzung, die in Phasenverzögerungen ("delay") oder Phasenbeschleunigungen ("advance") resultieren (ASCHOFF 1965, BÜNNING 1973). Über den Ort der Lichtperzeption, d.h. histologisch gesehen, in welchem Gewebe das phasenverschiebende Licht perzipiert wird, ist bei Pflanzen nichts bekannt. Der Nachweis, daß die Epidermis zumindest der bevorzugte Ort der Lichtperzeption für die Lichtintensitätsabhängigkeit der Spontanperiode circadianer Laubblattbewegungen (MAYER, MOSER und BÜNNING 1973; MAYER 1973) sowie für die photoperiodische Induktion (BÜNNING und MOSER 1966a; SCHWABE 1968; BÜNNING und MOSER 1969; MAYER, MOSER und BÜNNING 1973) ist, läßt jedoch vermuten, daß auch das phasenverschiebende Licht von der Epidermis perzipiert wird.

In dieser Arbeit werden Versuche zu licht- und temperaturinduzierten Phasenverschiebungen circadianer Blattbewegungen der Winklerschen Periklinalchimäre Solanum koelreuterianum und deren Ausgangsarten Lycopersicon esculentum und Solanum nigrum beschrieben. Da es sich bei der Chimäre Solanum koelreuterianum um Lycopersicon esculentum mit der Epidermis von Solanum nigrum handelt (Aufbauformel [1]: Lycopersicon esculentum + Solanum nigrum I), erlaubt der

---

1) In der Aufbauformel (des Vegetationskegels) bezeichnet der erste Name das Endosoma, der zweite das Ektosoma, die nachgesetzte römische Zahl die Anzahl der Ektosomaschichten. (vgl. BRABEC, 1965)

Vergleich von licht- und temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven der drei Arten Aussagen über die Bedeutung der Epidermis bei der Perzeption der Außenreize.

## 2. Material und Methode

2.1. Versuchspflanzen: Lycopersicon esculentum und Solanum nigrum wurden aus Samen des Botanischen Gartens Tübingen angezogen. Solanum koelreuterianum stellte mir Dr. W. Mayer (Tübingen) zur Verfügung. Die Chimäre konnte durch die von WINKLER (1907) entwickelte Regenerationsmethode hergestellt werden. Auf Grund morphologisch- anatomischer Merkmale und der Befunde über den histologischen Aufbau des Vegetationskegels ist die Chimärennatur der untersuchten Pflanzen zweifelsfrei erwiesen (SCHMIDT, 1973).

2.2. Anzucht: Die drei Pflanzenarten wurden im Gewächshaus im LD [2] 9:15 Std. bei 20°-21°C und ca. 50% rel. Luftfeuchtigkeit angezogen. Solanum koelreuterianum wurde durch Stecklinge vermehrt, Solanum nigrum und Lycopersicon esculentum für jeden Versuch durch Samen neu angezogen. Eine Woche vor Versuchsbeginn wurden die geeigneten Versuchspflanzen ausgewählt und in eine Klimakammer übertragen, wo sie weiterhin sieben Tage lang im LD 9:15 Std. standen. In der Klimakammer betrug die Temperatur während der Lichtphase (Intensität 6000 Lux) 23°C, während der Dunkelphase 16°C.

2.3. Versuchsbedingungen: Die Grundbedingungen während der in der Regel einwöchigen Versuche bestanden in weißem Dauerlicht von der Intensität 100 Lux (in Blatthöhe) und einer Temperatur von 23°±1°C. Als Lichtquellen dienten

---

2) Abkürzungen: LD, Licht-Dunkelwechsel; DD, Dauerdunkel; LL, Dauerlicht

Leuchtstoffröhren vom Typ Osram-L 65W/15. Der Störreiz bestand in einem Lichtpuls von der Intensität 6000 Lux, bzw. einem Temperaturpuls von 33°C, welcher innerhalb des zweiten Zyklus über einen Phasenabschnitt von jeweils 50° einwirkte (vgl. Abb.1).

2.4. Registrierung: Die Registrierung der Blattbewegung erfolgte auf die übliche Art am Kymographion. Voraussetzung für gut auswertbare Blattbewegungen war die Auswahl eines günstigen Pflanzen- und Blattalters. Während bei Solanum nigrum jüngere Blättchen von ca. 6 Wochen alten Pflanzen die besten tagesperiodischen Blattbewegungen zeigten, waren es bei Lycopersicon esculentum und Solanum koelreuterianum etwas ältere, tiefer liegende Blätter an ca. 10 Wochen alten Pflanzen, welche die deutlichsten circadianen Bewegungen ausführten. Die Blattbewegungen von Solanum nigrum waren, verglichen mit den beiden anderen Arten, durchwegs schwächer ausgeprägt, unterlagen größeren Schwankungen und waren stärker gedämpft. Eine entsprechend größere Anzahl von Versuchen war deshalb für diese Art notwendig.

2.5. Auswertung: Der zweite Zyklus nach Beginn der Konstantbedingungen wurde durch Licht- und Temperaturpulse abgetastet. Die Phasenverschiebungen im gestörten Zyklus und in den Folgezyklen wurden gegenüber Pflanzen, die unter den gleichen Bedingungen ohne Störpulse registriert wurden (Kontrolle) bestimmt und in einer Phasenresponse-Kurve dargestellt. Als Bezugspunkt (0° bzw. Stunde 0) wurde der Kurvenhochpunkt, der dem Maximum der Tagstellung entspricht, gewählt. Nur dieser Phasenpunkt ist im LL eindeutig im Kurvenverlauf aller drei Pflanzenarten zu bestimmen (vgl. Abb.1, jeweils untere Kurve).

Wie die Auswertung zeigte, war nach dem dritten Folgezyklus in den meisten Fällen ein 'steady-state' erreicht. Da auf Grund von Dämpfungserscheinungen der dritte Folgezyklus oftmals nicht mehr auswertbar war (vor allem bei Solanum

nigrum) und deshalb relativ wenig Werte vorliegen, wurden die Phasenverschiebungen in den Phasenresponse-Kurven nur bis zum zweiten Zyklus nach der Störung dargestellt. Weitere Einzelheiten über die ermittelten Phasenresponse-Kurven (Zahl der Einzelwerte, Standardfehler der Mittelwerte etc.) sind am Ende der Arbeit dem tabellarischen Anhang zu entnehmen.

## 3. Ergebnisse

3.1. Vorversuche. Es ist bekannt, daß bei Pflanzen die Reizstärke des Störpulses ziemlich groß sein muß, damit deutlich meßbare Phasenverschiebungen auftreten (BÜNNING und MOSER, 1966b; ENGELMANN, KARLSSON und JOHNSSON, 1973). Da Lycopersicon esculentum, Solanum nigrum und Solanum koelreuterianum im DD keine circadianen Bewegungen zeigen (MAYER, 1973) und aus technischen Gründen die maximale Lichtintensität des Störpulses auf 6000 Lux begrenzt war, wurde die Grundintensität zunächst auf 50 Lux festgelegt. Bei LL 50 Lux war jedoch die Zahl der Nachschwingungen relativ gering - besonders bei Solanum nigrum. Die Mehrzahl der Pflanzen zeigten nur ca. drei auswertbare Zyklen. Da aber für die Aufnahme einer exakten Phasenresponse-Kurve zumindest vier sicher auswertbare Zyklen gefordert werden müssen, wurde die Grundintensität auf 100 Lux erhöht. Jetzt waren bei den meisten Pflanzen mindestens 4-6 Nachschwingungen festzustellen (vgl. Abb.1).
Alle drei untersuchten Arten zeigten deutliche circadiane Laubblattbewegungen mit einer Blatthebung (Kurvensenkung) in der Nacht und einer Blattsenkung (Kurvenhebung) bis etwas unterhalb der Waagerechten am Tag (Abb.1). Da keine Gelenke vorhanden sind, kommen die Blattbewegungen vermutlich durch antagonistische Änderungen im Wachstum von Ober- und Unterseite des "Bewegungsgewebes" zustande - dafür sprechen auch die Befunde, daß alte, ausgewachsene

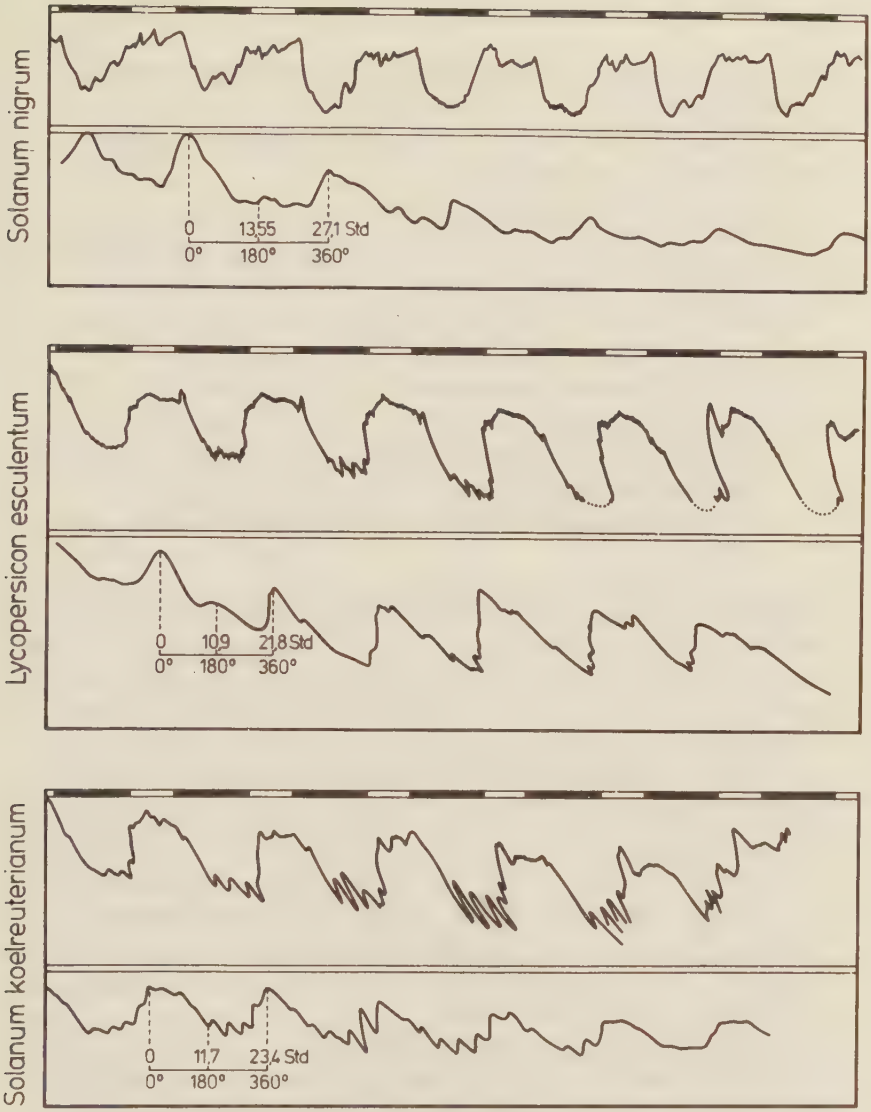


Abb.1: Typische Blattbewegungskurven von Solanum nigrum, Lycopersicon esculentum und Solanum koelreuterianum im LD 9:15 (oben) und LL (unten) bei 23°+1°C. Die Balken geben das Lichtprogramm an: schwarz = Dunkel, weiß = Licht. Die Lichtintensität betrug im LD 6000 Lux, im LL 100 Lux. Die im LD registrierten Kurven zeigen, daß alle 3 Arten in der Lichtzeit ihre Blätter senken (Kurvenhebung) und in der Dunkelzeit heben (Kurvensenkung). In den LL-Kurven ist für den mit Licht- bzw. Temperaturpulsen abgetasteten Zyklus (2. Zyklus nach LL-Beginn) die mittlere Periodenlänge in Std. und die Normierung in Winkelgrad angegeben.

Blätter bei allen drei Arten keine circadianen Bewegungen mehr zeigen.
Die im LL 100 Lux und 23°C ermittelten Spontanperioden sind in Tab.1 zusammengefaßt.

| Pflanzenart | Perioden-länge | Standard-fehler | n |
|---|---|---|---|
| Solanum nigrum | 27,1 Std. | ± 0,29 Std. | 59 |
| Lycopersicon esculentum | 21,8 Std. | ± 0,18 Std. | 49 |
| Solanum koelreuterianum | 23,4 Std. | ± 0,20 Std. | 48 |

Tab.1: Spontanperioden circadianer Laubblattbewegungen von Solanum nigrum, Lycopersicon esculentum und der Chimäre Solanum koelreuterianum im LL 100 Lux bei 23° ± 1°C. n: Zahl der Einzelzyklen.

Auffällig sind die großen Unterschiede in den Spontanperioden der drei Arten; die Spontanperiode von Lycopersicon esculentum ist bei den gewählten Konstantbedingungen um über 5 Std. kürzer als die von Solanum nigrum. Die ermittelten Werte stimmen - bis auf geringfügige Abweichungen - mit denen von MAYER, MOSER und BÜNNING (1973) überein.
Um die Phasenresponse-Kurven der drei Arten, die sich in den Spontanperioden deutlich unterscheiden, vergleichen zu können, wurden Periodenlänge und Störpulsdauer normiert: ein Zyklus wurde gleich 360° gesetzt, die Kurvenmaxima (größte Blattsenkung ≙ Tagstellung) gleich 0° bzw. 360° (vgl. Abb.1); die Störpulsdauer wurde auf einen Phasenabschnitt von 50° festgelegt.
Durch diese Normierung wurden die Pflanzen der drei Arten in einander entsprechenden Phasenabschnitten gestört - die Energie des Störpulses war aber auf Grund verschieden langer Dauer der Störpulse[3] unterschiedlich.

---

3) Eine Störpulsdauer von 50° entspricht einer Störzeit von ca. 3 Std. bei Lycopersicon esculentum, 3,25 Std. bei Solanum koelreuterianum und 3,75 Std. bei Solanum nigrum.

3.2. Lichtinduzierte Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum, Lycopersicon esculentum und der Chimäre Solanum koelreuterianum.

In Abb.2 sind die lichtinduzierten Phasenresponse-Kurven für die Monektochimäre Solanum koelreuterianum und deren Ausgangsarten Lycopersicon esculentum und Solanum nigrum dargestellt. Die Abb. zeigt, daß sich die lichtinduzierten Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum und Lycopersicon esculentum deutlich unterscheiden. Solanum nigrum zeigt unter den gewählten Bedingungen eine Response-Kurve vom "starken Typ", d.h. es tritt ein Phasensprung neben einem echten Nulldurchgang auf, während bei Lycopersicon esculentum eine Response-Kurve vom "schwachen Typ" vorliegt, d.h. ein Phasensprung fehlt, dagegen treten zwei echte Nulldurchgänge auf.
Der Phasensprung, der auf Grund der Einzelwerte genau lokalisiert werden konnte, liegt bei Solanum nigrum bei 67°, d.h. ungefähr fünf Stunden nach dem Maximum der Blattsenkung (≙ Tagstellung). Die maximale Verzögerung (nach dem 2. Folgezyklus) beträgt vor dem Phasensprung ca. 7-8 Std., die maximale Beschleunigung unmittelbar nach dem Phasensprung ca. 5 Std. Der gegen Lichtpulse unempfindliche Phasenabschnitt, der sog. Nulldurchgang, liegt bei 220°, das sind 10,5 Std. vor dem Maximum der Blattsenkung.
Bei Lycopersicon esculentum reagiert der überwiegende Teil des Zyklus mit Phasenverzögerungen. Vom Maximum der Blattsenkung (≙ Tagstellung) bis ca. 190° (d.h. ca. 11,5 Std. nach Blattsenkungsmaximum) tritt nach dem zweiten Folgezyklus nach der Störung eine Phasenverzögerung von ca. 4-5 Std. auf. Die gegen Lichtpulse unempfindlichen Phasenabschnitte liegen bei 220° bzw. 280°. Der mit Beschleunigung reagierende Phasenabschnitt reicht von 220° bis 280°, ist also sehr kurz, und auch der Betrag der Phasenbeschleunigung ist sehr gering - er beträgt bei ca. 230°, dh. 7,9 Std. vor dem Blattsenkungsmaximum nach dem zweiten Folgezyklus nur ca. 1-2 Std.

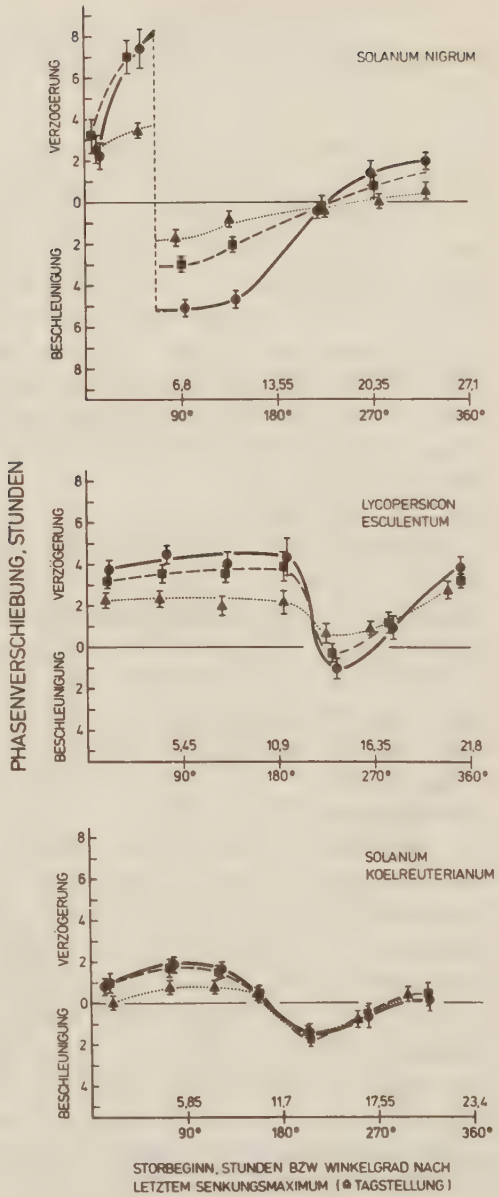


Abb.2:

Lichtinduzierte Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum (oben), Lycopersicon esculentum (Mitte) und Solanum koelreuterianum (unten).

Grundbedingungen: LL 100 Lux und 23° + 1°C. Störung: Lichtpuls von der Intensität 6000Lux, gegeben über einen Phasenabschnitt von 50°.

▲·····▲ Phasenverschiebung im getroffenen Zyklus.
■——■ Phasenverschiebung nach dem ersten Folgezyklus.
●——● Phasenverschiebung nach dem zweiten Folgezyklus.

Die dargestellten Werte sind Mittelwerte mit Standardfehler aus durchschnittlich 21 Einzelwerten.

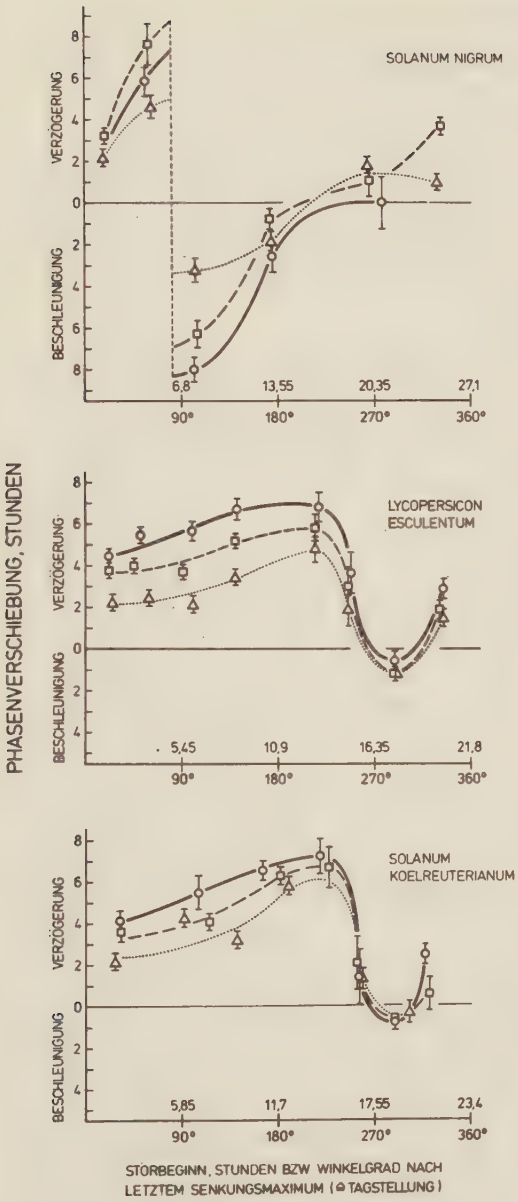


Abb. 3:
Temperaturinduzierte Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum (oben), Lycopersicon esculentum (Mitte) und Solanum koelreuterianum (unten).

Grundbedingungen: LL 100 Lux und 23° ± 1°C. Störung: Temperaturpuls von 33°C gegeben über einen Phasenabschnitt von 50°.

Δ·····Δ Phasenverschiebung im getroffenen Zyklus.
□– – –□ Phasenverschiebung nach dem ersten Folgezyklus.
○——○ Phasenverschiebung nach dem zweiten Folgezyklus.

Die dargestellten Werte sind Mittelwerte mit Standardfehler aus durchschnittlich 15 Einzelwerten.

Die lichtinduzierte Phasenresponse-Kurve der Monektochimäre Solanum koelreuterianum unterscheidet sich sowohl von der lichtinduzierten Phasenresponse-Kurve von Solanum nigrum als auch von der von Lycopersicon esculentum.
Der Unterschied zur Response-Kurve von Solanum nigrum ist besonders deutlich, da Solanum koelreuterianum im Gegensatz zu Solanum nigrum eine Response-Kurve vom "schwachen Typ" zeigt. Nur kurze Phasenabschnitte von Solanum koelreuterianum reagieren auf einen Lichtpuls qualitativ gleich wie Solanum nigrum.
Die Unterschiede zwischen den lichtinduzierten Phasenresponse-Kurven von Solanum koelreuterianum und Lycopersicon esculentum sind weniger deutlich. Wie bei Lycopersicon esculentum handelt es sich bei Solanum koelreuterianum um eine Response-Kurve vom "schwachen Typ". Neben dieser Gemeinsamkeit fallen weitere Ähnlichkeiten im Verlauf der Response-Kurven beider Arten auf: z.B. entsprechen sich über weite Phasenabschnitte die Phasenverschiebungen in qualitativer Hinsicht. Quantitativ allerdings bestehen zwischen den zwei Arten eindeutige Unterschiede; die Phasenverzögerungen von Solanum koelreuterianum sind deutlich kleiner als die von Lycopersicon esculentum. Als weiterer Unterschied fällt auf, daß der mit Beschleunigung reagierende Phasenabschnitt bei Solanum koelreuterianum größer ist und der erste Nulldurchgang gegenüber Lycopersicon esculentum früher auftritt. Schließlich ist auch das Übergangsverhalten ("transients") der Phasenverschiebungen bei den zwei Arten unterschiedlich: bei Solanum koelreuterianum ist die Phasenverschiebung im ersten und zweiten Folgezyklus nicht signifikant voneinander verschieden.
Der Vergleich der lichtinduzierten Phasenresponse-Kurven zwischen der Chimäre Solanum koelreuterianum und ihren Ausgangsarten Lycopersicon esculentum und Solanum nigrum zeigt, daß die Epidermis bei Phasenverschiebungen eine Rolle spielt. Ob dies auf die Bedeutung der Epidermis bei der Lichtperzeption zurückzuführen ist oder aber auf andere Ursachen, sollte ein Vergleich der lichtinduzierten- mit temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven zeigen.

### 3.3. Temperaturinduzierte Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum, Lycopersicon esculentum und der Chimäre Solanum koelreuterianum

Wie Abb.3 zeigt, bestehen zwischen den temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum und Lycopersicon esculentum ähnliche Unterschiede wie bei den lichtinduzierten Response-Kurven. Dies beruht darauf, daß die temperaturinduzierten Response-Kurven bei beiden Arten in wesentlichen Punkten mit den lichtinduzierten übereinstimmen. Unterschiede bestehen lediglich im Ausmaß der Phasenverschiebung und in einer Verschiebung des Phasensprungs bzw. Nulldurchgangs. So ist bei der temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurve von Solanum nigrum der Phasensprung (auf Grund von Einzelwerten ermittelt) um 16°, d.h. 1,2 Std., nach rechts verschoben, und die Phasenbeschleunigung nach dem Phasensprung ist quantitativ größer. Bei Lycopersicon esculentum ist der erste Nulldurchgang um 50°, d.h. um 3 Std., nach rechts verschoben, die Phasenverzögerung ist im Betrag deutlich größer. Offenbar stellt der willkürlich gewählte Temperaturpuls (Erhöhung der Temperatur von 23°C auf 33°C während eines Phasenabschnitts von 50°) einen stärkeren Reiz für die Pflanze dar als der Lichtpuls.

Bei Solanum koelreuterianum fällt zum einen der Unterschied zwischen der temperatur- und der lichtinduzierten Phasenresponse-Kurve auf, zum anderen die weitgehende Übereinstimmung der temperaturinduzierten Response-Kurve mit der von Lycopersicon esculentum.

Der Vergleich der licht- und temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurve von Solanum koelreuterianum zeigt, daß bei Lichtinduktion nur geringe Phasenverzogerungen auftreten, bei Temperaturinduktion dagegen große. Außerdem ist bei Temperaturinduktion der mit Verzögerung reagierende Phasenabschnitt wesentlich länger; er erstreckt sich vom Maximum der Blattsenkung (≙ Tagstellung) bis ca. 270°, also bis 17,5 Std. nach dem Blattsenkungsmaximum. Bei Lichtinduktion dagegen reicht der entsprechend reagierende Phasenabschnitt

nur vom Maximum der Blattsenkung bis ca. 160°, d.h. 10,4 Std. danach. Der Phasenabschnitt, der mit Beschleunigung reagiert, ist bei Temperaturpulsen dagegen deutlich kürzer als bei Lichtpulsen. Schließlich ist das Übergangsverhalten ("transients") der Phasenverschiebung bis zum "steady state" bei Temperaturinduktion und Lichtinduktion unterschiedlich.

## 4. Diskussion

Der Vergleich der lichtinduzierten sowie der temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum und Lycopersicon esculentum (Abb.2 und 3) zeigt, daß sich die Response-Kurven verschiedener Arten bei Störpulsen mit ähnlicher Energie (die über einen gleich langen, normierten Phasenabschnitt einwirken) sehr stark unterscheiden können. Dies ist nicht besonders erstaunlich, da in neuerer Zeit unterschiedliche Phasenresponse-Kurven selbst für ein und dieselbe Art beschrieben wurden. So konnte für Phaseolus coccineus (BÜNNING und MOSER, 1973) und Gonyaulax polyedra (CHRISTIANSON und SWEENEY, 1973) gezeigt werden, daß lichtinduzierte Phasenresponse-Kurven sich in wesentlichen Punkten unterscheiden, je nachdem, ob sie in DD-Bedingungen oder in verschiedenen Schwachlichtbedingungen aufgenommen wurden. Bei Kalanchoe (ENGELMANN, KARLSSON und JOHNSSON, 1973) und Drosophila (CHANDRASHEKARAN und LOHER, 1969; ENGELMANN, 1969; WINFREE, 1970) sind in Abhängigkeit von der Reizdauer bzw. Reizstärke ganze Scharen von Response-Kurven bekannt. Da sich verschiedene Arten, außer in der Spontanperiode, auch in der Empfindlichkeit gegenüber Außenfaktoren unterscheiden können, ist zu erwarten, daß Response-Kurven, die unter ähnlichen Bedingungen aufgenommen wurden, von Art zu Art Unterschiede aufweisen.

Bei den vorliegenden Phasenresponse-Kurven ist auffällig,

daß Solanum nigrum, welche auf Grund der Untersuchungen über die Lichtintensitätsabhängigkeit der Periodenlänge (MAYER, MOSER und BÜNNING, 1973) wohl die lichtempfindlichere Art ist, eine Response-Kurve vom "starken Typ" zeigt, Lycopersicon esculentum unter ähnlichen Bedingungen dagegen eine Response-Kurve vom "schwachen Typ".
Dieser Unterschied ist sicher nicht durch die verschiedene Stördauer des Lichtpulses (auf Grund der normierten Periodenlänge bei Solanum nigrum 3,75 Std., bei Lycopersicon esculentum 3 Std.) bedingt. Dies zeigen Versuche, in denen Solanum nigrum nur 3 Std., Lycopersicon esculentum dagegen 3,75 Std. lang gestört wurden. Am geprüften Phasenabschnitt ($82^{\circ}$ bei Solanum nigrum bzw. $207^{\circ}$ bei Lycopersicon esculentum) entsprechen die Phasenverschiebungen dem in Abb.2 angegebenen Wert.
Die Ähnlichkeit zwischen den licht- und temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven bei Solanum nigrum bzw. bei Lycopersicon esculentum (Abb.2 und 3) deutet darauf hin, daß Temperaturpulse mit erhöhter Temperatur ähnlich wirken wie Lichtpulse. Die Ergebnisse anderer Autoren stimmen damit überein (siehe für Phaseolus MOSER, 1962; für Kalanchoe ENGELMANN und EGER, in Vorber.).
Andererseits sind aber für ein und denselben Organismus auch unterschiedliche Phasenresponse-Kurven beschrieben worden (vgl. für Phaseolus MOSER, 1962, mit BÜNNING und MOSER, 1973; oder für Drosophila ZIMMERMAN, PITTENDRIGH und PAVLIDIS, 1968, MAIER, 1973, und CHANDRASHEKARAN (im Druck) mit PITTENDRIGH und MINIS, 1964). Die geringen Unterschiede, die zwischen den licht- und temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum bzw. Lycopersicon esculentum bestehen (Abb.2 und 3), deuten ebenfalls darauf hin, daß je nach Reizstärke des Licht- bzw. Temperaturpulses Response-Kurven mit mehr oder weniger deutlichen Unterschieden auftreten können.
Bei den in dieser Arbeit gewählten Versuchsbedingungen gleichen sich nur die licht- und temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven von Solanum nigrum bzw. Lycopersi-

con esculentum, während die licht- und temperaturinduzierten Response-Kurven von Solanum koelreuterianum deutliche Unterschiede aufweisen (vgl. Abb.2 und 3). Da die Chimäre Solanum koelreuterianum sich von Lycopersicon esculentum nur durch ihre Epidermis, die von der Art Solanum nigrum stammt, unterscheidet, müssen die Verschiedenheiten zwischen der licht- und temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurve der Chimäre Solanum koelreuterianum auf die unterschiedliche Funktion der Epidermis bei der Licht- und Temperaturwirkung zurückgeführt werden.
Dieselben Folgerungen ergeben sich aus dem Vergleich zwischen den licht- und temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven von Lycopersicon esculentum mit denen von Solanum koelreuterianum. Wie Abb.4 zeigt, unterscheiden sich nur die lichtinduzierten Response-Kurven, während die temperaturinduzierten Response-Kurven der beiden Arten keine signifikanten Unterschiede erkennen lassen. Damit muß der Epidermis bei der Lichtwirkung eine spezifische Rolle zugesprochen werden, während bei der Temperaturwirkung die Epidermis ohne Bedeutung ist.
Die einfachste Interpretation der vorliegenden Daten ist folgende: Die Epidermis spielt bei der Mechanik der tagesperiodischen Laubblattbewegungen keine Rolle; die Bewegung wird durch ein "Bewegungsgewebe" verursacht, das unter der Epidermis lokalisiert ist (vgl. MAYER, MOSER und BÜNNING, 1973). Die Temperatur wirkt auf alle Zellen der Pflanze ein - die temperaturinduzierte Response-Kurve der Chimäre entspricht demzufolge dem unter der Epidermis liegenden "Bewegungsgewebe", bei dem es sich um Lycopersicon esculentum-Gewebe handelt (die temperaturinduzierten Response-Kurven der Chimäre Solanum koelreuterianum und Lycopersicon esculentum stimmen überein). Phasenverschiebendes Licht wird nicht von allen Zellen perzipiert, sondern - zumindest bevorzugt - in der Epidermis. Allerdings kommt die Phasenverschiebung erst durch ein Zusammenwirken von Epidermis und "Bewegungsgewebe" zustande, denn die lichtinduzierte Phasenresponse-Kurve der Chimäre entspricht weder

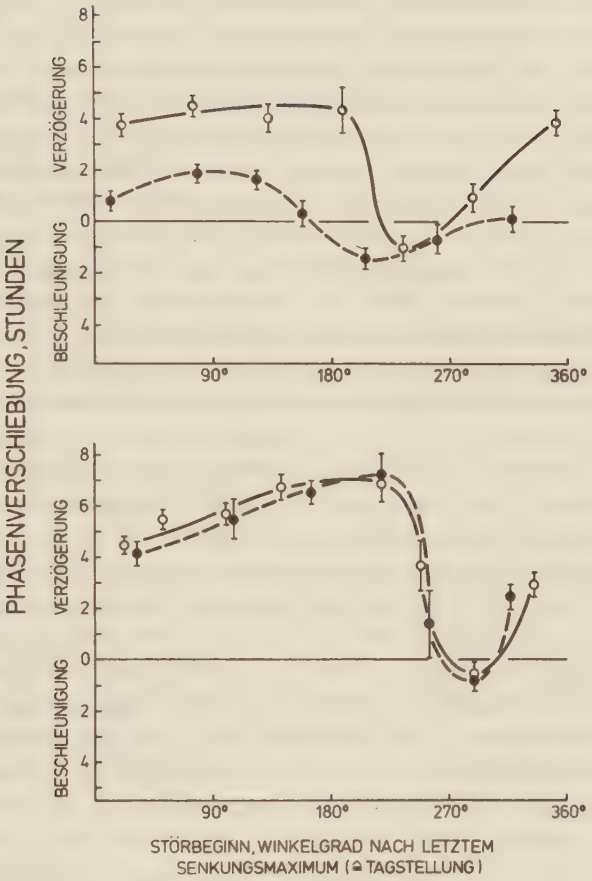


Abb.4: Lichtinduzierte (oben) und temperaturinduzierte (unten) Phasenresponse-Kurven circadianer Laubblattbewegung von Lycopersicon esculentum (♂—♂) und der Chimäre Solanum koelreuterianum (♀---♀). Die Grundbedingungen waren bei allen Response-Kurven LL 100 Lux und 23°±1° C. Lichtpulse: 6000 Lux über einen Phasenabschnitt von 50°. Temperaturpulse: 33°C über einen Phasenabschnitt von 50°. Die gezeichneten Werte sind Mittelwerte mit Standardfehler für die Phasenverschiebung nach dem zweiten Folgezyklus aus durchschnittlich 18 Einzelwerten (lichtinduzierte Response-Kurven) bzw. 14 Einzelwerten (temperaturinduzierte Response-Kurven).

der von Solanum nigrum (Epidermis) noch der von Lycopersicon esculentum (restliches Gewebe).
Auf jeden Fall bestimmt die Epidermis nicht das Vorzeichen der Phasenverschiebung, ob also die Pflanze auf einen Lichtreiz mit Phasenverzögerung oder -beschleunigung reagiert, da sonst die lichtinduzierte Phasenresponse-Kurve von Solanum koelreuterianum der von Solanum nigrum gleichen müßte. Die Richtung der Phasenverschiebung wird eher vom "Reaktionsgewebe" festgelegt, das je nach der Phase, die gestört wurde, mit Verzögerung, Beschleunigung oder gar keiner Phasenverschiebung antwortet.
Die Interpretationsmöglichkeit, daß die wirksame Strahlung von dem unter der Epidermis liegenden "Reaktionsgewebe" absorbiert wird und die Epidermis nur einem Neutralfilter entspricht, das auf Grund unterschiedlicher Transmission die Lichtperzeption im "Reaktionsgewebe" beeinflußt (MAYER, MOSER und BÜNNING, 1973), kann durch die vorliegenden Ergebnisse endgültig ausgeschlossen werden. Da die Transmission der Epidermis von Solanum nigrum auf Grund der Lichtintensitätsabhängigkeit der Spontanperiode um den Faktor 10 größer sein müßte als bei der Epidermis von Lycopersicon esculentum (vgl. MAYER, MOSER und BÜNNING, 1973), müßte die lichtinduzierte Phasenresponse-Kurve der Chimäre Solanum koelreuterianum der lichtinduzierten Response-Kurve von Lycopersicon esculentum in quantitativer Hinsicht entsprechen oder sogar größere Phasenverschiebungen zeigen. Dies ist aber, wie Abb.4, oben, zeigt, nicht der Fall.

## 5. Zusammenfassung

Die lichtinduzierten Phasenresponse-Kurven circadianer Laubblattbewegungen von Solanum nigrum und Lycopersicon esculentum unterscheiden sich erheblich voneinander. Die unter denselben Bedingungen aufgenommene lichtinduzierte

Phasenresponse-Kurve der Monektochimäre Solanum koelreuterianum (Lycopersicon esculentum mit der Epidermis von Solanum nigrum) ist mit keiner ihrer beiden Ausgangsarten identisch, hat jedoch mehr Ähnlichkeit mit der Response-Kurve von Lycopersicon esculentum. Allerdings bestehen gegenüber Lycopersicon esculentum, neben Abweichungen in der Qualität der Phasenverschiebung, eindeutige Unterschiede im Betrag der Verschiebung.
Die temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurven gleichen bei Solanum nigrum bzw. bei Lycopersicon esculentum jeweils den lichtinduzierten, nicht jedoch bei der Chimäre Solanum koelreuterianum, bei der ein eindeutiger Unterschied zwischen der licht- und temperaturinduzierten Phasenresponse-Kurve besteht.
Vergleicht man die temperaturinduzierten Response-Kurven aller drei Arten miteinander, so zeigt die Chimäre Solanum koelreuterianum eindeutige Unterschiede gegenüber Solanum nigrum, dagegen gleichen sich die temperaturinduzierten Response-Kurven von Solanum koelreuterianum und Lycopersicon esculentum.
Diese Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß die Epidermis bei der Perzeption von phasenverschiebendem Licht eine spezifische Rolle spielt, während sie bei der Temperaturwirkung ohne Bedeutung ist.

## 6. Tabellarischer Anhang

Der folgende tabellarische Anhang führt die genauen Meßdaten auf, die den in der Arbeit abgebildeten Phasenresponse-Kurven zugrunde liegen. Da für die Ermittlung der Phasenresponse-Kurven eine große Zahl von Parallelversuchen durchgeführt wurden und deshalb für jeden Phasenabschnitt zahlreiche Einzelwerte vorliegen, waren bei der Auswertung der registrierten Blattbewegungen nur eindeutige Schwingungsmaxima (Kurvenhochpunkte) herangezogen worden. Da außerdem Dämpfungserscheinungen auftraten, sind in den Tabellen bei den einzelnen Zyklen Zahl der Einzelwerte und Lage der Mittelwerte meist unterschiedlich.

| Störbeginn im Phasenpunkt (Mittelwerte) | Streuung des Phasenpunkts (Standardfehler) | Zahl der Einzelwerte | Phasenverschiebung (Mittelwerte) | Streuung der Phasenverschiebung (Standardfehler) |
|---|---|---|---|---|
| 10,57° | ± 1,66° | 17 | -2,55 Std. | ± 0,65 Std. |
| 49,90° | ± 4,86° | 9 | -3,38 Std. | ± 0,24 Std. |
| 84,77° | ± 3,19° | 17 | +1,75 Std. | ± 0,32 Std. |
| 135,06° | ± 4,30° | 19 | +0,84 Std. | ± 0,31 Std. |
| 224,78° | ± 4,31° | 42 | +0,42 Std. | ± 0,23 Std. |
| 275,99° | ± 2,25° | 18 | 0,00 Std. | ± 0,26 Std. |
| 319,73° | ± 4,10° | 20 | -0,50 Std. | ± 0,36 Std. |

Ia)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 6,85° | ± 2,43° | 8 | -3,20 Std. | ± 0,83 Std. |
| 40,53° | ± 4,78° | 8 | -7,02 Std. | ± 0,79 Std. |
| 89,82° | ± 2,51° | 28 | +2,97 Std. | ± 0,28 Std. |
| 138,32° | ± 3,19° | 41 | +2,04 Std. | ± 0,30 Std. |
| 222,67° | ± 3,88° | 28 | +0,18 Std. | ± 0,43 Std. |
| 270,95° | ± 4,05° | 21 | -0,75 Std. | ± 0,54 Std. |

Ib)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 13,35° | ± 2,28° | 12 | -2,21 Std. | ± 0,53 Std. |
| 52,07° | ± 5,58° | 6 | -7,38 Std. | ± 0,94 Std. |
| 93,18° | ± 2,62° | 21 | +5,10 Std. | ± 0,32 Std. |
| 140,78° | ± 3,41° | 43 | +4,69 Std. | ± 0,33 Std. |
| 218,35° | ± 2,49° | 17 | +0,45 Std. | ± 0,23 Std. |
| 268,23° | ± 3,39° | 22 | -1,35 Std. | ± 0,55 Std. |
| 320,54° | ± 2,74° | 13 | -1,96 Std. | ± 0,28 Std. |

Ic)

Tab.I: Lichtinduzierte Phasenverschiebungen von Solanum nigrum. Grundbedingungen: LL 100 Lux, 23° ±1° C. Störpuls: Lichtintensitätserhöhung auf 6000 Lux über einen Phasenabschnitt von 50° (3,75 Std.). Ia) Phasenverschiebungen im getroffenen Zyklus. Ib) nach dem ersten Folgezyklus. Ic) nach dem zweiten Folgezyklus. Vorzeichen der Phasenverschiebung: - = Phasenverzögerung, + = Phasenbeschleunigung.

| Störbeginn im Phasenpunkt (Mittelwerte) | Streuung des Phasenpunkts (Standardfehler) | Zahl der Einzelwerte | Phasenverschiebung (Mittelwerte) | Streuung der Phasenverschiebung (Standardfehler) |
|---|---|---|---|---|
| 17,19° | ± 3,55° | 19 | -2,28 Std. | ± 0,34 Std. |
| 68,19° | ± 2,26° | 17 | -2,34 Std. | ± 0,34 Std. |
| 127,29° | ± 4,50° | 16 | -2,02 Std. | ± 0,46 Std. |
| 185,00° | ± 3,77° | 14 | -2,18 Std. | ± 0,55 Std. |
| 224,44° | ± 2,24° | 15 | -0,69 Std. | ± 0,44 Std. |
| 266,13° | ± 4,55° | 15 | -0,92 Std. | ± 0,24 Std. |
| 339,07° | ± 5,90° | 14 | -2,81 Std. | ± 0,37 Std. |

IIa)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 18,71° | ± 3,71° | 17 | -3,21 Std. | ± 0,29 Std. |
| 70,69° | ± 2,52° | 21 | -3,57 Std. | ± 0,42 Std. |
| 130,24° | ± 2,97° | 29 | -3,53 Std. | ± 0,34 Std. |
| 184,52° | ± 2,97° | 19 | -3,91 Std. | ± 0,69 Std. |
| 230,28° | ± 3,04° | 19 | +0,24 Std. | ± 0,43 Std. |
| 283,12° | ± 3,89° | 11 | -1,24 Std. | ± 0,47 Std. |
| 351,66° | ± 3,96° | 9 | -3,27 Std. | ± 0,30 Std. |

IIb)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 20,53° | ± 5,76° | 11 | -3,76 Std. | ± 0,45 Std. |
| 75,19° | ± 3,03° | 16 | -4,50 Std. | ± 0,40 Std. |
| 132,36° | ± 3,50° | 16 | -4,07 Std. | ± 0,55 Std. |
| 187,87° | ± 4,08° | 12 | -4,37 Std. | ± 0,91 Std. |
| 234,10° | ± 3,51° | 19 | +1,02 Std. | ± 0,52 Std. |
| 286,81° | ± 4,24° | 8 | -0,97 Std. | ± 0,56 Std. |
| 351,06° | ± 5,34° | 6 | -3,93 Std. | ± 0,41 Std. |

IIc)

Tab.II: Lichtinduzierte Phasenverschiebungen von Lycopersicon esculentum. Grundbedingungen: LL 100 Lux, 23° ± 1°C. Störpuls: Lichtintensitätserhöhung auf 6000 Lux über einen Phasenabschnitt von 50° (3,0 Std.). IIa) Phasenverschiebungen im getroffenen Zyklus. IIb) nach dem ersten Folgezyklus. IIc) nach dem zweiten Folgezyklus. Vorzeichen der Phasenverschiebung: - = Phasenverzögerung, + = Phasenbeschleunigung

| Störbeginn im Phasenpunkt (Mittelwerte) | Streuung des Phasenpunkts (Standardfehler) | Zahl der Einzelwerte | Phasenverschiebung (Mittelwerte) | Streuung der Phasenverschiebung (Standardfehler) |
|---|---|---|---|---|
| 20,70° | ± 3,74° | 17 | -0,02 Std. | ± 0,23 Std. |
| 73,97° | ± 1,89° | 24 | -0,75 Std. | ± 0,20 Std. |
| 116,02° | ± 1,71° | 51 | -0,72 Std. | ± 0,19 Std. |
| 156,47° | ± 1,96° | 47 | -0,42 Std. | ± 0,23 Std. |
| 203,30° | ± 2,01° | 20 | +1,41 Std. | ± 0,25 Std. |
| 250,04° | ± 2,50° | 25 | +0,85 Std. | ± 0,34 Std. |
| 297,40° | ± 5,37° | 25 | -0,36 Std. | ± 0,24 Std. |

IIIa)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 17,41° | ± 3,44° | 13 | -0,97 Std. | ± 0,47 Std. |
| 74,09° | ± 2,18° | 17 | -1,69 Std. | ± 0,42 Std. |
| 119,87° | ± 2,17° | 44 | -1,51 Std. | ± 0,26 Std. |
| 157,86° | ± 2,22° | 30 | -0,42 Std. | ± 0,41 Std. |
| 205,99° | ± 2,87° | 22 | +1,75 Std. | ± 0,26 Std. |
| 259,78° | ± 2,74° | 23 | +0,49 Std. | ± 0,37 Std. |
| 316,90° | ± 7,43° | 13 | -0,43 Std. | ± 0,52 Std. |

IIIb)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 12,87° | ± 2,53° | 14 | -0,80 Std. | ± 0,39 Std. |
| 79,04° | ± 3,04° | 20 | -1,87 Std. | ± 0,38 Std. |
| 123,48° | ± 2,07° | 37 | -1,62 Std. | ± 0,34 Std. |
| 157,26° | ± 2,00° | 30 | -0,46 Std. | ± 0,44 Std. |
| 204,40° | ± 2,80° | 26 | +1,43 Std. | ± 0,42 Std. |
| 261,61° | ± 2,72° | 25 | +0,67 Std. | ± 0,56 Std. |
| 316,99° | ± 6,49° | 17 | -0,12 Std. | ± 0,52 Std. |

IIIc)

Tab.III: Lichtinduzierte Phasenverschiebungen von Solanum koelreuterianum. Grundbedingungen: LL 100 Lux, 23° ± 1°C. Störpuls: Lichtintensitätserhöhung auf 6000 Lux über einen Phasenabschnitt von 50° (3,25 Std.). IIIa) Phasenverschiebungen im getroffenen Zyklus. IIIb) nach dem ersten Folgezyklus. IIIc) nach dem zweiten Folgezyklus. Vorzeichen der Phasenverschiebung: - = Phasenverzögerung, + = Phasenbeschleunigung.

| Störbeginn im Phasenpunkt (Mittelwerte) | Streuung des Phasenpunkte (Standardfehler) | Zahl der Einzelwerte | Phasenverschiebung (Mittelwerte) | Streuung der Phasenverschiebung (Standardfehler) |
|---|---|---|---|---|
| 18,23° | ± 2,88° | 21 | -2,13 Std. | ± 0,32 Std. |
| 63,16° | ± 3,75° | 12 | -4,61 Std. | ± 0,49 Std. |
| 103,19° | ± 3,83° | 11 | +3,19 Std. | ± 0,54 Std. |
| 174,01° | ± 5,09° | 9 | +1,79 Std. | ± 0,46 Std. |
| 264,17° | ± 3,62° | 11 | -1,81 Std. | ± 0,35 Std. |
| 329,00° | ± 3,48° | 19 | -0,97 Std. | ± 0,21 Std. |

IVa)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 18,84° | ± 3,49° | 17 | -3,23 Std. | ± 0,36 Std. |
| 60,27° | ± 4,26° | 7 | -7,65 Std. | ± 0,98 Std. |
| 104,63° | ± 3,99° | 12 | +6,26 Std. | ± 0,63 Std. |
| 172,45° | ± 4,31° | 13 | +0,76 Std. | ± 0,48 Std. |
| 265,59° | ± 3,68° | 10 | -1,08 Std. | ± 0,77 Std. |
| 332,88° | ± 5,66° | 11 | -3,70 Std. | ± 0,41 Std. |

IVb)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 57,30° | ± 8,54° | 6 | -5,86 Std. | ± 0,70 Std. |
| 101,71° | ± 3,73° | 11 | +7,97 Std. | ± 0,61 Std. |
| 174,44° | ± 5,21° | 9 | +2,53 Std. | ± 0,75 Std. |
| 277,31° | ± 9,32° | 9 | +0,04 Std. | ± 1,27 Std. |

IVc)

Tab.IV: Temperaturinduzierte Phasenverschiebungen von Solanum nigrum. Grundbedingungen: LL 100 Lux, 23° ±1°C. Störpuls: Temperaturerhöhung auf 33°C über einen Phasenabschnitt von 50° (3,75 Std.). IVa) Phasenverschiebungen im getroffenen Zyklus. IVb) nach dem ersten Folgezyklus. IVc) nach dem zweiten Folgezyklus. Vorzeichen der Phasenverschiebung: - = Phasenverzögerung + = Phasenbeschleunigung.

| Störbeginn im Phasenpunkt (Mittelwerte) | Streuung des Phasenpunkts (Standardfehler) | Zahl der Einzelwerte | Phasenverschiebung (Mittelwerte) | Streuung der Phasenverschiebung (Standardfehler) |
|---|---|---|---|---|
| 26,25° | ± 1,48° | 30 | -2,22 Std. | ± 0,19 Std. |
| 59,77° | ± 2,37° | 31 | -2,43 Std. | ± 0,24 Std. |
| 101,21° | ± 2,50° | 22 | -2,17 Std. | ± 0,25 Std. |
| 140,67° | ± 2,16° | 10 | -3,43 Std. | ± 0,26 Std. |
| 215,29° | ± 4,20° | 13 | -4,83 Std. | ± 0,58 Std. |
| 245,58° | ± 2,89° | 8 | -1,89 Std. | ± 0,76 Std. |
| 289,32° | ± 2,76° | 14 | +1,16 Std. | ± 0,15 Std. |
| 335,08° | ± 4,38° | 13 | -1,69 Std. | ± 0,42 Std. |

Va)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 22,55° | ± 1,87° | 20 | -3,80 Std. | ± 0,27 Std. |
| 45,99° | ± 2,40° | 23 | -4,04 Std. | ± 0,29 Std. |
| 91,68° | ± 2,91° | 30 | -3,76 Std. | ± 0,30 Std. |
| 140,67° | ± 2,16° | 10 | -5,24 Std. | ± 0,29 Std. |
| 215,29° | ± 4,20° | 13 | -5,87 Std. | ± 0,64 Std. |
| 246,32° | ± 2,65° | 9 | -3,05 Std. | ± 0,91 Std. |
| 288,43° | ± 2,83° | 13 | +1,11 Std. | ± 0,30 Std. |
| 331,47° | ± 4,93° | 12 | -1,95 Std. | ± 0,45 Std. |

Vb)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 22,55° | ± 1,87° | 20 | -4,51 Std. | ± 0,26 Std. |
| 51,81° | ± 2,78° | 31 | -5,51 Std. | ± 0,23 Std. |
| 99,79° | ± 2,85° | 21 | -5,70 Std. | ± 0,46 Std. |
| 141,74° | ± 2,39° | 9 | -6,74 Std. | ± 0,52 Std. |
| 217,87° | ± 3,60° | 12 | -6,85 Std. | ± 0,70 Std. |
| 248,37° | ± 3,13° | 10 | -3,69 Std. | ± 1,03 Std. |
| 288,85° | ± 2,10° | 11 | +0,55 Std. | ± 0,49 Std. |
| 334,70° | ± 5,10° | 12 | -2,96 Std. | ± 0,47 Std. |

Vc)

Tab.V: Temperaturinduzierte Phasenverschiebungen von Lycopersicon esculentum. Grundbedingungen: LL 100 Lux, 23° ±1°C. Störpuls: Temperaturerhöhung auf 33°C über einen Phasenabschnitt von 50° (3,0 Std.). Va) Phasenverschiebungen im getroffenen Zyklus. Vb) nach dem ersten Folgezyklus. Vc) nach dem zweiten Folgezyklus. Vorzeichen der Phasenverschiebung: - = Phasenverzögerung, + = Phasenbeschleunigung.

| Störbeginn im Phasenpunkt (Mittelwerte) | Streuung des Phasenpunkts (Standardfehler) | Zahl der Einzelwerte | Phasenverschiebung (Mittelwerte) | Streuung der Phasenverschiebung (Standardfehler) |
|---|---|---|---|---|
| 26,66° | ± 1,36° | 19 | -2,15 Std. | ± 0,20 Std. |
| 90,60° | ± 5,59° | 19 | -4,27 Std. | ± 0,37 Std. |
| 140,57° | ± 3,95° | 12 | -3,14 Std. | ± 0,32 Std. |
| 187,81° | ± 3,06° | 23 | -5,73 Std. | ± 0,30 Std. |
| 256,91° | ± 3,26° | 25 | -1,28 Std. | ± 0,51 Std. |
| 301,55° | ± 4,30° | 12 | +0,39 Std. | ± 0,44 Std. |

VIa)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 31,89° | ± 2,91° | 20 | -3,62 Std. | ± 0,48 Std. |
| 113,93° | ± 4,27° | 19 | -4,07 Std. | ± 0,36 Std. |
| 180,24° | ± 2,61° | 26 | -6,28 Std. | ± 0,33 Std. |
| 225,01° | ± 4,13° | 12 | -6,63 Std. | ± 1,01 Std. |
| 251,82° | ± 3,63° | 6 | -2,05 Std. | ± 1,32 Std. |
| 287,21° | ± 2,87° | 12 | +0,59 Std. | ± 0,11 Std. |
| 319,69° | ± 7,54° | 3 | -0,53 Std. | ± 0,84 Std. |

VIb)

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 31,35° | ± 3,17° | 14 | -4,09 Std. | ± 0,52 Std. |
| 104,39° | ± 4,24° | 8 | -5,46 Std. | ± 0,80 Std. |
| 163,64° | ± 4,22° | 28 | -6,49 Std. | ± 0,41 Std. |
| 217,12° | ± 4,25° | 15 | -7,19 Std. | ± 0,83 Std. |
| 256,55° | ± 4,15° | 7 | -1,32 Std. | ± 1,29 Std. |
| 287,95° | ± 2,72° | 9 | +0,86 Std. | ± 0,23 Std. |
| 315,54° | ± 6,76° | 4 | -2,45 Std. | ± 0,42 Std. |

VIc)

Tab.VI: Temperaturinduzierte Phasenverschiebungen von Solanum koelreuterianum. Grundbedingungen: LL 100 Lux, 23° ± 1°C. Störpuls: Temperaturerhöhung auf 33°C über einen Phasenabschnitt von 50° (3,25 Std.). VIa) Phasenverschiebungen im getroffenen Zyklus. VIb) nach dem ersten Folgezyklus. VIc) nach dem zweiten Folgezyklus. Vorzeichen der Phasenverschiebung: - = Phasenverzögerung, + = Phasenbeschleunigung.

## 7. Literaturverzeichnis

ASCHOFF, J.: Circadian clocks. Amsterdam: North-Holland Publishing Co. (1965)

BRABEC, F.: Pfropfungen und Chimären, unter besonderer Berücksichtigung der entwicklungsphysiologischen Problematik. In: Handb. d. Pflanzenphysiologie, Bd. XV/2 (W. Ruhland, Hrsg.) Berlin-Heidelberg-New York: Springer (1965)

BÜNNING, E.: The physiological clock, revised third edition, Springer-Verlag New York-Heidelberg-Berlin, 1973.

BÜNNING, E. und MOSER, I.: Unterschiedliche photoperiodische Empfindlichkeit der beiden Blattseiten von Kalanchoe blossfeldiana. Planta 69, 296-298 (1966,a)

BÜNNING, E. und MOSER, I.: Response-Kurven bei der circadianen Rhythmik von Phaseolus. Planta 69, 101-110 (1966,b)

BÜNNING, E. und MOSER, I.: Interference of moonlight with the photoperiodic measurement of time by plants, and their adaptive reaction. Proc. Nat. Acad. Sci. 62, 1018-1022 (1969)

BÜNNING, E. und MOSER, I.: Light-induced phase shifts of circadian leaf movements of Phaseolus: comparison with the effects of potassium and of ethyl alcohol. Proc. Nat. Acad. Sci. 70, 3387-3389 (1973)

CHANDRASHEKARAN, M. K.: Phase shifts in the Drosophila circadian rhythm evoked by temperature pulses of varying durations. J. interdiscipl. Cycle Res. (im Druck)

CHANDRASHEKARAN, M. K. und LOHER, W.: The relationship between the intensity of light pulses and the extent of phase shifts of the circadian rhythm in the eclosion rate of Drosophila pseudoobscura. J. exp. Zool. 172, 147-152 (1969)

# L e b e n s l a u f

| | |
|---|---|
| Name | : Günter Junker |
| Geburtstag u. -ort: | 17.8.1947 in Ulm/Do. |
| Familienstand | : verheiratet seit 4.9.1970 |
| Ehefrau | : Dorothee Junker, geb. Berner<br>geb. am 23.7.1948 in Esslingen<br>Lehrerin an Grund- und Hauptschulen |
| Eltern | : Walter Junker, kaufm. Angestellter<br>Annelore Junker, geb. Ehmann |
| Schulen | : 1954 - 1958 Grundschule in Ulm<br>1958 - 1966 Kepler-Gymnasium Ulm<br>6.10.1966 Abitur am Kepler-Gymnasium |
| Universität | : WS 1966/67 - WS 1971/72 Eberhard-Karls-Universität Tübingen<br>29.2.1972 Wissenschaftliche Prüfung für das Lehramt an Gymnasien.<br>Fächer: Biologie und Leibeserziehung<br>1972 Beginn der Doktorarbeit |

Die Arbeiten zu der vorliegenden Dissertation mit dem Thema: " Die Bedeutung der Epidermis für licht- und temperaturinduzierte Phasenverschiebungen circadianer Laubblattbewegungen " wurden in der Zeit vom SS 1972 - SS 1974 am Institut für Biologie der Universität Tübingen unter Anleitung von Prof. Dr. B. Schwemmle und Dr. W. Mayer ausgeführt.

Meine akademischen Lehrer waren

| | |
|---|---|
| in Biologie | : Bünning, Drumm, Frey, Grell, Harder, Hock, Krüger, Kulzer, Leibenguth, Mägdefrau, Mayer, Metzner, Mickoleit, Möhres, Müller, Neuweiler, Peters, Pfeiffer, Rähle, Rüdorff, Schwartz, Schweizer, Schwemmle, Wenk, Zetsche, Zimmermann. |
| in Leibeserziehung: | Begov, Betz, Eisele, Gabler, Grupe, Haag, Klein, König, Marschall, Mörike, Pauschinger, Riegauer, Röthig, Sigler. |